POSICION SISTEMATICA DE UN REPTIL MARINO CON BASE EN LOS RESTOS FOSILES ENCONTRADOS EN CAPAS DEL CRETACICO SUPERIOR EN YAGUARA (HUILA)*

por

María Eurídice Páramo**

Resumen

Páramo, M.E.: Posición sistemática de un réptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico Superior en Yaguará (Huila). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **19** (72): 63 - 80. 1994. ISSN 0370-3908.

Se da a conocer el primer hallazgo de restos fósiles de mosasaurio en Colombia. Estos restos (un cráneo articulado, algunas vértebras y costillas) se definen como un nuevo género y especie de la tribu Plioplatecarpini, *Yaguarasaurus columbianus.* Los restos fueron encontrados en un banco de calizas (Turoniano Superior) de la Formación Villeta, en cercanías de la población de Yaguará, Huila. Se presenta una descripción detallada de dichos restos y un breve análisis del hallazgo.

Abstract

The first mosasaur of Colombia is reported. The remains (an articulated skull, some vertebrae and ribs), are defined as a new genus and species of the Plioplatecarpini tribe, *Yaguarasaurus columbianus.* These remains were collected from a layer of limestone (Upper Turonian) of the Villeta Formation, in the surroundings of the village of Yaguará, Huila. A careful description of the fossil remains and a brief analysis of the finding is presented.

Introducción

Como resultado del hallazgo de restos fósiles de vertebrados en capas del Cretácico Superior aflorantes al suroeste de Neiva, departamento del Huila, se ha despertado la necesidad de desarrollar el conocimiento y estudio de los vertebrados cretácicos de Colombia. Como iniciación a este propósito se realizó el estudio de los restos de un réptil marino encontrado en cercanías de la población de Yaguará (Fig. 1). El fósil fue hallado sobre el lecho de la quebrada El Ocal (Figs. 2 y 3) en donde afloran capas con rumbo N—S y dirección de buzamiento hacia el Este, con un ángulo de inclinación de 45°. Debido a este hecho, sólo fue posible la extracción de la parte del fósil que quedó expuesta a la erosión. Así, de acuerdo con su posición en continuidad con la parte extraída, es altamente probable que todo el esqueleto se encuentre allí preservado.

Dicho réptil corresponde a un miembro de la familia de lagartos marinos Mosasauridae, caracte-

* Investigación realizada en la Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, con la colaboración de la División de Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Argentina.

** Apartado 250703, Santafé de Bogotá Z.P.8 Colombia.

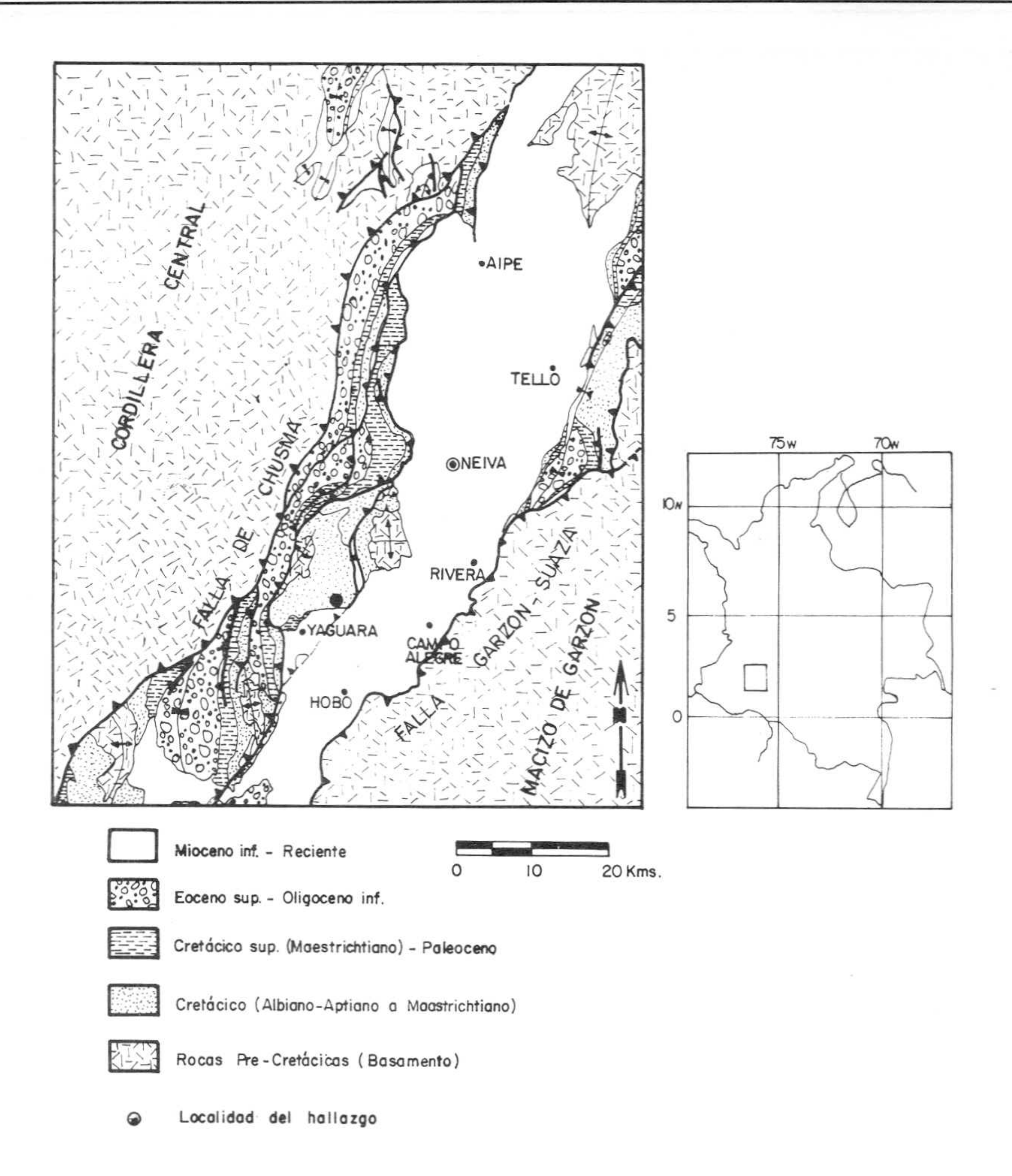


Figura 1. Localización y mapa geológico del Valle Superior del Magdalena. (Adaptado de **Butler y Shamel**, 1987).

rística del Cretácico medio y superior, de distribución mundial, pero que en América del Sur se conocía sólo a través de escasos restos aislados (**Price**, 1957; **Pierce y Welles**, 1959; **Bonaparte**, 1978; **Ameghimo**, 1918). El nuevo mosasaurio descubierto en Yaguará, un cráneo, algunas vértebras y fragmentos de costillas, es ahora el más completo material conocido en Suramérica.

Los mosasaurios constituyen una familia de lagartos extintos que, por sus características craneanas, se ha situado dentro del grupo de los varanoideos. Fueron lagartos marinos de gran tamaño, llegando a medir hasta 8 m de largo. Además fueron grandes predadores. Su distribución temporal abarca del Cenomaniano al Maastrichtiano (**Piveteau**, 1955; **Russell** 1967), lapso en el cual alcanzaron una gran diversidad genérica.

Russell (op. cit.) indica que los rasgos sedimentológicos de las rocas cretácicas en que se han encontrado restos de mosasaurios en América del Norte y otras partes del mundo, al igual que el hallazgo aquí descrito, sugieren que este grupo de reptiles habitó aguas marinas neríticas (fondos sublitorales).

El esqueleto postcraneano de los mosasaurios, particularmente la reducción de las cinturas y la modificación de los miembros, indican un alto gra-

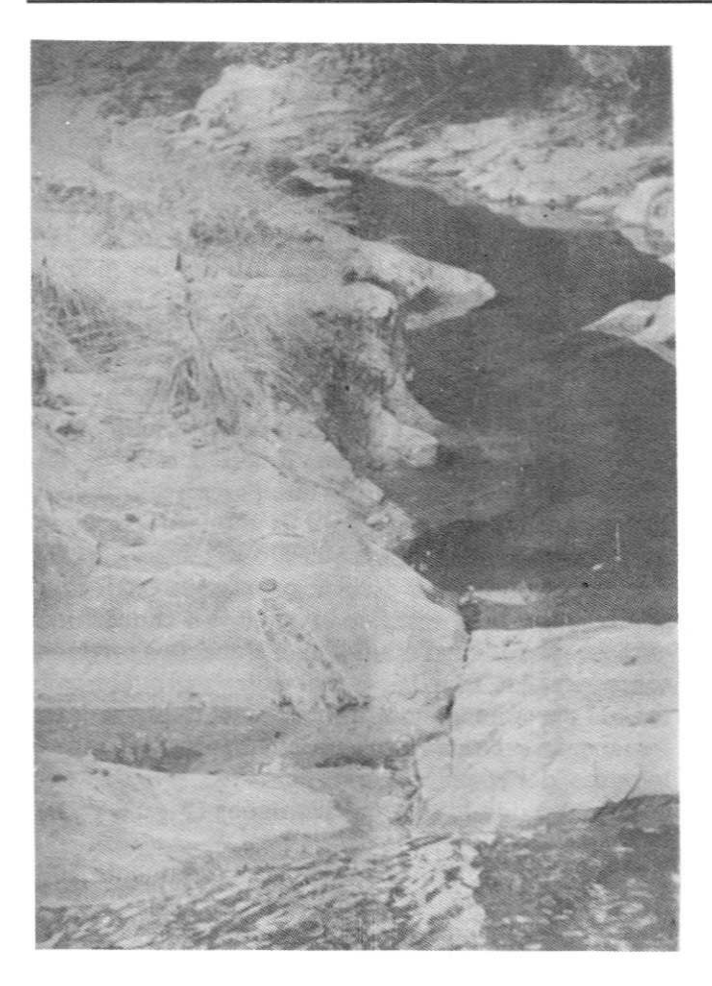


Figura 2. Afloramiento con los restos fósiles del mosasaurio.

do de adaptación a la vida marina, lo cual, probablemente, permitió que estos reptiles se movilizaran bordeando las costas.

El material de mosasaurios fósiles más abun--dante y mejor estudiado se ha encontrado en Norteamérica, Francia, Bélgica, Inglaterra y Suiza, y en el resto del mundo los ejemplares hallados están incompletos (**Russell**, op. cit., pp. 190-191). Por esto, dice **Russell,** no es posible establecer la paleozoología y evolución de los mosasaurios.

Sistemática

Clase REPTILIA
Superorden LEPIDOSAURIA
Orden SQUAMATA
Suborden LACERTILIA
Infraorden DIPLOGLOSA
Superfamilia PLATYNOTA
Familia MOSASAURIDAE **Gervais**, 1811
Subfamilia PLIOPLATECARPINAE (**Dollo**, 1884)
Williston, 1897
Tribu PLIOPLATECARPINI (**Dollo**, 1884)
Russell, 1967

Yaguarasaurus gen. nov.

Especie tipo: *Yaguarasaurus columbianus*

Diagnosis. Es un miembro de la tribu Plioplatecarpini con la región parietal bien desarrollada. Parietal de ramas suspensorias anchas que se proyectan desde debajo de una amplia superficie dorsal anterior triangular. Dicha superficie se proyecta anterolateralmente entre el frontal y el proceso posteromedial del postorbitofrontal y hacia atrás forma una lámina angosta que se extiende hasta el borde occipital. Premaxilar sin rostro anterior a los dientes premaxilares. El prefrontal forma una pequeña porción del borde posterolateral de las narinas externas. Prefrontal y postorbitofrontal separados en el techo de la órbita. Frontal sin cresta dòrsal. Foramen parietal pequeño y ubicado totalmente en el parietal. Escamoso sin proyección hacia el parietal. Proótico con cresta otosfenoidal bien desarrollada cubriendo lateralmente la salida para el nervio VII. Proceso suprastapedial del cuadrado moderadamente grande y separado del proceso infrastapedial. Proceso infrastapedial bien desarrollado y marcadamente separado del inicio del ala timpánica. Foramen stapedial elíptico y ubicado dentro de una cuenca. Axis con la superficie articular para la hipoapófisis orientada posteroventralmente y de contorno circular. Vértebras cervicales y dorsales anteriores con zigantros y zigósfenos bien desarrollados.

Etimología. *Yaguará* nombre de la tribu indígena que habitó la localidad donde fue encontrado el espécimen. *Saurus*, del griego *sauros*, "lagarto".

Yaguarasaurus columbianus sp. nov.

Holótipo: BRV–68 (Colecciones paleontológicas del Departamento de Geociencias de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá), cráneo y mandíbula incompleta, atlas, axis, primera vértebra cervical, dos vértebras dorsales anteriores y fragmentos de costillas.

Diagnosis: *La* misma del género por monotipia.

Etimología: *Columbia*, nombre latinizado de Colombia, país de donde proviene el espécimen.

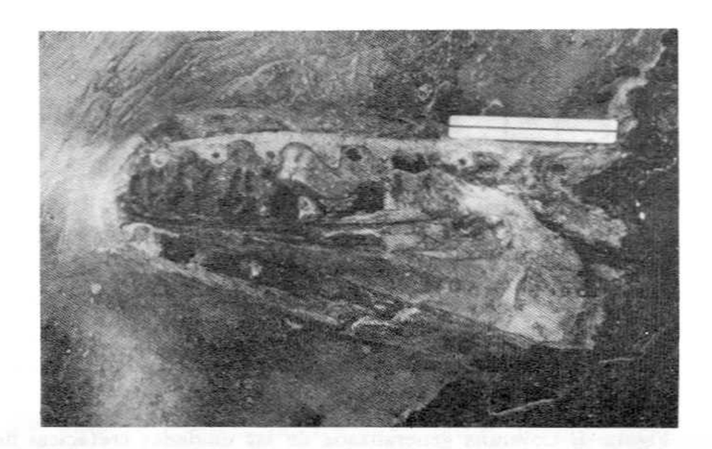


Figura 3. Cráneo en el afloramiento

Procedencia geográfica: Quebrada El Ocal, municipio de Yaguará, Departamento del Huila, Colombia (Fig. 1).

Procedencia estratigráfica y cronológica: Formación Villeta (**Beltrán & Gallo**, 1967) (Fig. 4). Piso: Turoniano superior (**Etayo-Serna**, com. verb., publicación en preparación).

Colectores: Encontrado por los entonces estudiantes de geología *J. Buitrago*, *R. Ramírez & C. Villamizar*, de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, durante el curso "Geología de Campo IV", en junio de 1989.

Descripción

Cráneo

Los premaxilares conforman en un solo elemento la parte anterior del hocico, no acuminado, de bordes suaves y sin proyección anterior a los dientes (Fig. 11). Lateralmente se une a los maxilares con una sutura que nace a la altura del espacio interalveolar entre el segundo y tercer alvéolo, dirigiéndose hacia arriba y atrás en un suave arco hasta el margen anterior y externo de la narina. Dorsalmente se proyecta hacia atrás formando la barra internarial, conformando 4/5 de la longitud total de ésta (Figs. 5 y 9). No es posible determinar si existen restos de nasales.

Ninguno de los maxilares ha conservado su extremo posterior. El margen dental de los maxilares es ventralmente recto y en la superficie lateral, paralela a este borde, poseen una hilera de forámenes (Figs. 11 y 12A). La cara interna del maxilar que se observa a través de las narinas externas, es fuertemente cóncava y forma lingitudinalmente el piso de la narina (Figs. 5 y 9). La mitad anterior está ampliamente sobrelapada por el septomaxilar, más que en *Plotosaurus bennisoni* **Camp** 1942 (*Kolposaurus bennisoni* en **Camp** 1942, p. 29) (Figs. 9 y 12B). Como los maxilares están incompletos, es imposible conocer el número exacto de alvéolos y dientes. Del izquierdo se conservan 13 y del derecho 12. Debido a la proximidad del yugal se deduce que el maxilar no pudo ser mucho más extenso, por lo cual el número de alvéolos no debió sobrepasar los 14 ó 15. Los alvéolos son subcirculares, de aproximadamente 2,5 cm de diámetro y su tamaño se conserva aproximadamente uniforme a lo largo del maxilar a excepción de la parte más anterior en donde son más pequeños (Figs. 6 y 10).

Los prefrontales conforman lateralmente, junto con los lagrimales, la cuenca anterior de las órbitas. Dorsalmente muestran una superficie que se

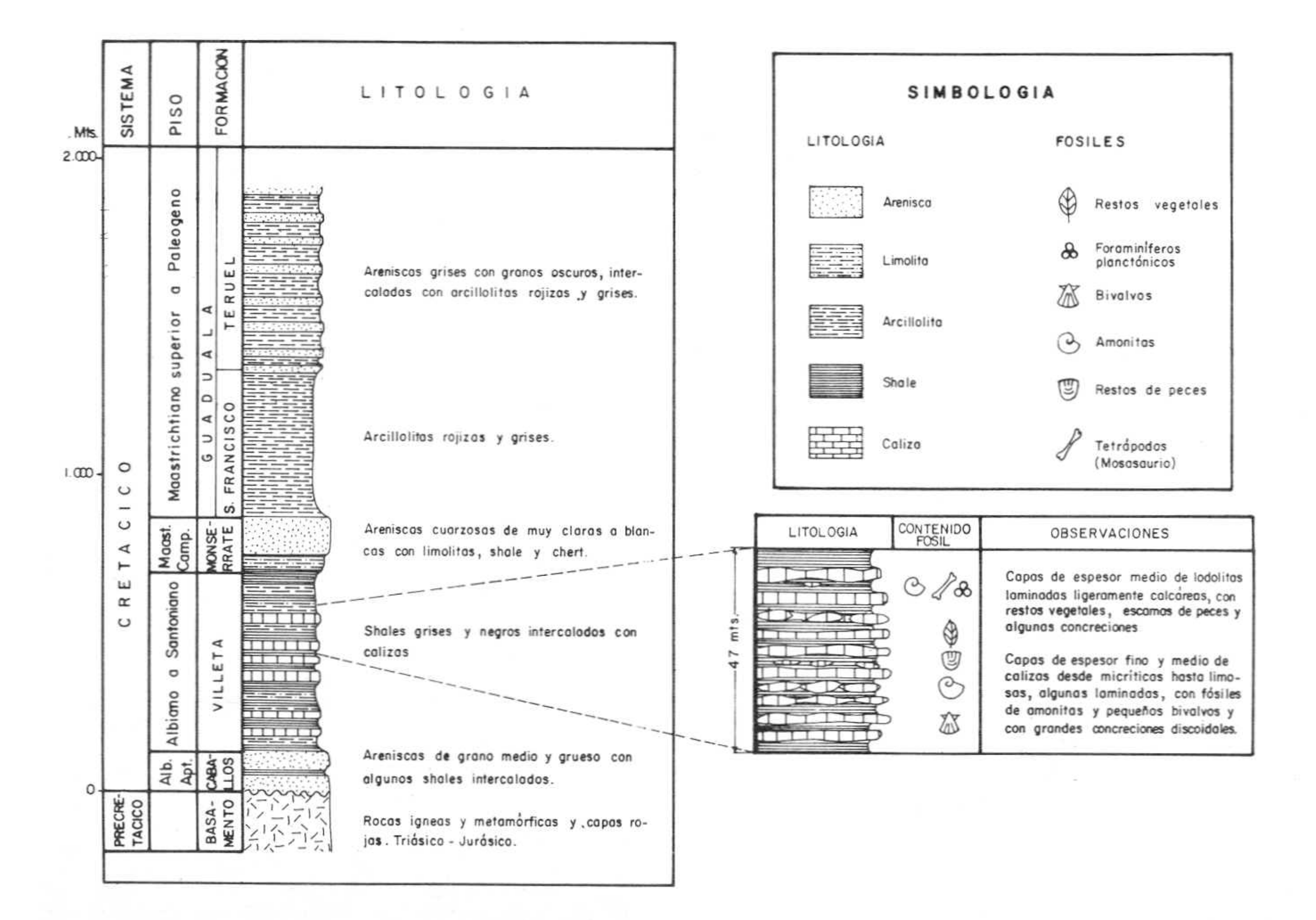


Figura 4. Columna generalizada de las unidades cretácicas del Valle Superior del Magdalena con la ubicación de los restos fósiles estudiados. (Adaptado de **Beltrán & Gallo**, 1968).

extiende hacia el rostro, formando una pequeña porción del borde posterolateral de las narinas externas (Figs. 5 y 9). En su parte posterior se comprimen dorsoventralmente formando un ala supraorbital poco extendida. Por debajo de esta ala el prefrontal desciende en una lámina lateral que, en su parte posterior se curva medialmente haciendo contacto con el palatino y formando, junto con éste, la pared anterior de la órbita. El prefrontal no hace contacto con el postorbitofrontal en el techo de la órbita.

Los frontales fusionados, forman una superficie dorsal alargada, triangular adelante y rectangular atrás (Fig. 5). El vértice anterior constituye la porción posterior de la barra internarial limitando con el premaxilar. Posteriormente limita con el parietal por medio de una sutura casi recta, lo que proporciona una unión móvil. Lateralmente forma el borde superior de las órbitas en forma recta y paralela al eje longitudinal del cráneo. Dorsalmente es plano, sin cresta central aunque presenta una suave cuenca medial en la parte de atrás.

El parietal (Figs. 5 y 9) forma una gran superficie triangular en su parte dorsal anterior. El vértice posterior de este triángulo no se cierra sino que se proyecta hacia atrás, en forma de una tabla angosta hasta el borde occipital en donde se expande levemente. Este borde presenta una muesca semicircular central limitada por dos pequeñas proyecciones posteriores. En la sutura con el frontal, los dos vértices anteriores se extienden anterolateralmente entre el frontal y el proceso posteromedial del postorbitofrontal en forma muy similar a como ocurre en los varánidos y aigialosaurios (**Russell**, 1967, p. 193; **Goodrich**, 1958, Fig. 363; **Carroll & Debraga**, 1992). Este rasgo llama la atención dado que **Russell** lo toma como un carácter de los varánidos que los diferencia de los mosasaurios. El foramen parietal, de pequeño tamaño, se ubica en el centro de la superficie triangular. Las ramas posteriores del parietal se inician anteriormente bien por debajo de la tabla triangular, se proyectan hacia atrás y afuera comprimidas dorsoventralmente y muestran una amplia superficie para la inserción muscular. Estas ramas se unen posteriormente con el escamoso y el supratemporal sin que alguno de ellos forme, dorsalmente, parte de la rama suspensoria. Sin embargo, el supratemporal se proyecta hacia el parietal pero este último lo cubre tanto dorsal como ventralmente (Fig. 8) de tal forma que impide cualquier tipo de movimiento vertical entre los dos huesos. La región parietal constituye una tercera parte de la longitud total del cráneo.

Los postorbitofrontales envuelven la unión frontal-parietal mostrando un amplio contacto con el parietal (Figs. 5 y 9). Posteriormente el postorbitofrontal se apoya sobre el escamoso y lateralmente desciende sobre la rama vertical del yugal traslapándola (Figs. 7 y 11).

De los yugales se conserva la mayor parte del derecho y del izquierdo sólo la barra postorbital. El yugal derecho tiene forma de "L" y muestra una protuberancia bien desarrollada en el extremo posterior de la rama horizontal (Fig. 11).

En los cuadrados (Fig. 13) se han conservado osificados la extracolumela y el opérculo timpánico (**Camp**, op. cit. Fig. 22), (Fig. 15A). El cóndilo para la articulación con la mandíbula es transversal al eje sagital del cráneo y muestra dos cabezas subiguales poco pronunciadas, la interna convexa y la externa ligeramente cóncava. El proceso suprastapedial se extiende hasta más abajo de la mitad del cuerpo del hueso y se encuentra separado del proceso infrastapedial por un espacio de 1 cm. El proceso infrastapedial está bien desarrollado y lateralmente muestra una pequeña protuberancia que forma el inicio de la cresta timpánica. El foramen stapedial se encuentra ubicado dentro de una cuenca.

El supraoccipital, en su cara occipital, es rectangular, angosto, con el borde inferior ligeramente cóncavo y en el medio del cuerpo tiene una cresta vertical que determina cuencas a ambos lados (Fig. 8). La sutura con el parietal es dentada.

El opistótico se compone de dos procesos, uno transverso, aliforme que se expande lateralmente formando el proceso paraoccipital del opistótico y el otro, corto y descendente, forma la pared lateral del foramen magno en donde se encuentra un foramen único para la salida de los nervios X, XI y XII, cubierto por una cresta (Fig. 8).

El basioccipital conforma el cóndilo, más ancho que alto (Fig. 8). Ventralmente (Figs. 6 y 10) este hueso es muy corto, más corto que ancho, con un reducido cuello que lo separa del cóndilo propiamente dicho. La sutura con el basiesfenoides es recta y levemente cóncava.

El cuerpo del basiesfenoides es rectangular, con dos procesos lateroposteriores que se apoyan en los procesos pendulosos del basioccipital, y otros dos lateroanteriores denominados procesos basipterigoideos que se unen a los pterigoides (Fig. 6). El centro del cuerpo se estrangula ligeramente y en su mitad posterior posee dos crestas convergentes que determinan tres cuencas.

En los proóticos (Figs. 7 y 11) el proceso al basiesfenoides es medialmente comprimido y tiene una cresta otosfenoidal bien desarrollada que delimita una cuenca interna en donde se aloja profundamente el pequeño foramen para la salida del nervio VII (**Camp**, 1942, Fig. 15; **Russell**, 1967 Fig. 12; **Welles & Gregg**, 1971, Fig. 51).

Los supratemporales, cuya forma general es la de una "C" orientada hacia adelante, forman un puente entre el proceso posterior del proótico y el extremo posterior del escamoso junto con la rama

posterior del parietal (Fig. 8). Esta última cubre ventral y dorsalmente el extremo dorsal del supratemporal.

Los dos pterigoides se encuentran parcialmente erodados (Figs. 6 y 10). Se extienden desde los palatinos, donde están unidos el uno al otro y, desde aproximadamente la mitad de su extensión total, se abren proyectándose hacia atrás hasta hacer contacto con los cuadrados. Su extremo anterior es acuminado y se proyecta entre los palatinos. No se ha conservado ningún indicio de la presencia de dientes en los pterigoides.

El ectopterigoides derecho se ha conservado completo (Fig. 6). Es un hueso corto, de forma subtriangular, que muestra una rama notablemente alargada hacia adelante haciendo contacto con el yugal.

Los palatino-vomer delimitan ventral y medialmente las narinas internas, las cuales son alargadas y angostas (Figs. 6 y 10). Estos huesos conforman una delgada barra, por debajo del premaxilar (Fig. 12B), hasta la unión de los vómeres con el premaxilar a la altura del segundo alveolo maxilar.

El septomaxilar es una lámina delgada que se apoya sobre el maxilar (Fig. 12B) formando anteriormente el piso de las narinas. Desde la mitad de las narinas y hacia atrás se comprime y forma parte de la pared de la barra internarial, cubriendo el palatino-vómer. De esta manera se extiende hacia atrás hasta la unión del frontal y el premaxilar.

La rama mandibular derecha conserva casi toda la porción dorsal del dentario, con 14 alvéolos y dientes (Fig. 7). Se ha conservado el proceso posterior del coronoides, la parte dorsal del suprangular que forma la parte anterior de la fosa glenoidea y muestra una cresta transversal al eje sagital del cráneo por delante de dicha fosa. Al parecer se conserva también parte del articular, pero no es clara la sutura con el suprangular (Figs. 5, 6 y 7).

Los dientes maxilares (Figs. 6 y 10), desplazados en sus alveolos, muestran sus reemplazamientos en posición distolingual y siguiendo las series de crecimiento propias de la familia Mosasauridae (Edmund, 1960, p. 87-91). Los dientes maxilares son más grandes que los premaxilares y los mandibulares. Con relación al tamaño del cráneo, los dientes son de regular tamaño, con una relación de 0,13 entre la altura de la corona y el ancho del cráneo en la región articular. Este valor, según Massare (1987) entra dentro del generalizado para la familia Mosasauridae con excepción de la tribu Globidensini, donde los dientes son más pequeños y romos y la tribu Prognatodontini, donde son más grandes. La raíz es bulbosa y poco desarrollada con respecto a la corona. La forma de la corona es cónica, suavemente curvada posteromedialmente, relativamente robusta, mostrando una relación de 2,0 entre el alto y el diámetro basal. La sección de la corona es subcircular. La superficie no es facetada pero muestra dos carenas lisas, una anterior y la otra posterolateral. La superficie lingual entre carenas es estriada, mientras que la superficie labial es lisa.

Esqueleto Postcraneano

Del atlas se distingue el intercentro, el centro articulado al axis y fragmentos de los arcos neurales pero la condición en que se encuentra no permite distinguir claramente sus rasgos principales (Figs. 6 y 10).

El axis se encuentra articulado con el atlas y con la tercera vértebra (Fig. 6). El cuerpo del axis es grueso. Las sinapófisis son robustas, emergen del cuerpo anteriormente en posición baja y su borde ventral se proyecta por debajo del cuerpo. La superficie articular de la sinapófisis muestra una forma arriñonada y alargada posterodorsalmente. La superficie articular para la hipoapófisis es plana, circular y dirigida ventralmente hacia atrás (Fig. 15).

La tercera vértebra cervical (Fig. 15), procélica, es de cuerpo corto (Tabla 1) y articulación levemente ovalada horizontalmente. La superficie articular para la hipoapófisis es circular y se dirige posteroventralmente. Las sinapófisis son cortas, se ubican en posición baja y su superficie articular es horizontalmente alargada. Posee zigósfenos y zigantros muy desarrollados, aún más que los mencionados por Russell (1967, p. 75) para *Ectenosaurus*. La forma del canal neural, en sección transversal, es trilobulada (Fig. 14B).

Se encontraron dos vértebras dorsales anteriores separadas del cráneo y articuladas entre sí (Fig. 16). Son de cuerpo relativamente largo (Tabla 1) y articulación ovalada horizontalmente. Las sinapófisis, lateralmente bien desarrolladas, se ubican en posición bien anterior y su superficie articular es verticalmente alargada, de altura igual a la del cuerpo de la vértebra. Se conservan fragmentos de costillas en posición articulada, algo desplazadas ventralmente. Poseen zigósfenos muy desarrollados, como los de la tercera vértebra, que alcanzan anteriormente casi la misma longitud de las prezigapófisis. El canal neural tiene la forma de un arco de convexidad dorsal (Fig. 14A).

Discusión

Las principales características que diferencian a los lepidosauriomorfos de los arcosauriomorfos corresponden a rasgos postcraneanos relacionados con la postura de los miembros y con la locomoción. Sin embargo, el cráneo en estudio corresponde a un lepidosaurio, ya que posee dos ventanas temporales y carece de ventana preorbitaria. Además, presenta características morfológicas propias del suborden Lacertilia (lagartos) como son la falta del arco temporal inferior y la de poseer un cuadrado móvil.

Tabla 1
Medidas de *Yaguarasaurus columbianus* nov. gen. et sp. (cm).

A- Largo del cráneo en la línea media.	47,0	K- Largo de la órbita.	8,0
B- Largo del cráneo hasta el extremo posterior de la articulación sq-st.	54,5	L- Ancho de la órbita.	5,0
C- Ancho entre extremos posteriores de las articulaciones sq-st.	18,5	M- Largo de las narinas externas.	13,5
D- Ancho del frontal entre las órbitas.	8,5	N- Altura del cuadrado.	7,5
E- Altura occipital entre el p y base del bo.	11,5	O- Ancho máximo del cuadrado en vista lateral.	5,2
F- Largo de la región parietal entre la sutura p-f y el extremo posterior de la articulación sq-st.	18,6	P- Largo entre el 1º y 6º alvéolo maxilar.	10,0
G- Altura máxima del mx (9º alvéolo maxilar).	5,0	Q- Largo del cuerpo de la 3º vértebra.	5,0
H- Ancho dorsal a la altura del 2º alvéolo maxilar.	6,5	R- Ancho del cuerpo de la 3º vértebra.	2,8
I- Largo máximo de las ventanas temporales.	11,5	S- Largo del cuerpo de vértebra dorsal anterior.	6,5
J- Ancho máximo de las ventanas temporales.	4,0	T- Ancho del cuerpo de vértebra dorsal anterior.	3,5

Según **Russell** (1967), entre los lagartos la familia Varanidae es el grupo actual que tiene mayores similitudes con los mosasaurios. Por esto se le ha tomado siempre como referencia para ubicar a los mosasaurios dentro de la superfamilia Varanoidea (Platynota). Sin embargo, estos dos grupos presentan claras diferencias morfológicas, tanto craneanas como postcraneanas. Entre las características craneanas están: en los varánidos existen ocho dientes premaxilares en vez de cuatro; los frontales no están fusionados como en los mosasaurios; los nasales forman, dorsalmente, parte de la barra internarial mientras en los mosasaurios estos huesos son vestigiales y se encuentran separados por la barra internarial; el yugal y el postorbitofrontal están separados sólo en los varánidos; el proceso suprastapedial y el ala timpánica del cuadrado son mucho más cortos que en los mosasaurios (**Russell**, op. cit., pp. 193-194).

Entre las familias de la superfamilia Platynota sólo una, Aigialosauridae, aparte de los varánidos ya mencionados, presenta un conjunto de características digno de discutir, ya que presenta notables afinidades con los mosasaurios.

La familia Aigialosauridae, lagartos acuáticos del Cenomaniano-Turoniano que presentan un cráneo casi igual al de los mosasaurios, por lo que se les ha considerado sus directos ancestros, se diferencian por rasgos postcraneanos y por ser de tamaño mucho menor. En el cráneo la principal diferencia radica en la sutura parietal-frontal que en aigialosaurios, al igual que en los varánidos, muestra un amplio contacto del parietal con el postorbitofrontal (**Carroll & Debraga**, 1992). Este rasgo está presente en ***yaguarasaurus***. Otro rasgo que diferencia a los aigialosaurios de los mosasaurios es la posición vertical de las ramas posteriores del parietal (**Carroll & Debraga**, op. cit.).

Russell, en su trabajo de 1967 sobre los mosasaurios norteamericanos, ha estudiado no sólo el abundante material registrado en ese continente

sino que incluye un amplio análisis taxonómico de todos los mosasaurios del mundo. Sobre estas bases fundamentó la clasificación de la familia Mosasauridae, seguida en este trabajo (Cuadro 1), en la cual establece tres subfamilas: Mosasaurinae, Plioplatecarpinae y Tylosaurinae. Entre los caracteres diagnósticos establecidos por **Russell** para dicha subdivisión (Tabla 2), sólo dos de ellos son claramente diferenciables en *Yaguarasaurus.* En primer lugar la ausencia de rostro anterior a los dientes premaxilares que lo excluye de la subfamilia Tylosaurinae donde el rostro se extiende considerablemente hacia adelante y, en segundo lugar, la presencia de un sólo foramen para la salida de los nervios X, XI y XII en la pared lateral del opistótico que lo excluye de la subfamilia Mosasaurinae, caracterizada por poseer dos forámenes para el mismo fin. Así, el ejemplar de Yaguará se ubica dentro de la subfamilia Pliopatecarpinae.

Los demás caracteres señalados como diagnósticos por **Russell** (op. cit.) son compartidos por *Yaguarasaurus* con más de una subfamilia, o no són observables en *Yaguarasaurus:* el número de dientes en el ejemplar de Yaguará no se ha conservado completo y, aunque se ha establecido entre 14 y 15 dientes en el maxilar, no se considera este carácter como diagnóstico, porque no lo excluye de ninguna de las subfamilias; el canal para la arteria basilar en el basiesfenoides y basioccipital, que se presenta solamente en la subfamilia Plioplatecarpinae, desafortunadamente no es observable en

Cuadro 1
Clasificación de la familia Mosasauridae, según Russell (1967), modificada.

Subfamilia	Tribu	Género
Mosasaurinae	Mosasaurini	*Clidastes*
		Mosasaurus
		Amphekepubis
		Liodon
		Compressidens
	Globidensini	*Globidens*
	Plotosaurini	*Plotosaurus*
		Taniwhasaurus
Plioplatecarpinae	Plioplatecarpini	*Platecarpus*
		Ectenosaurus
		Plioplatecarpus
		Selmasaurus
		Yaguarasaurus
	Prognathodontini	*Prognathodon*
		Plesiotylosaurus
		Dollosaurus
Tylosaurinae		*Tylosaurus*
		Hainosaurus
¿Subf. Plioplatecarpinae?		*Halisaurus*

SUBFAMILIA	ROSTRO	Nº DE DIENTES	OPISTOTICO	BASIOCCIPITAL BASIESFENOIDES	CUADRADO	SURANGULAR
MOSASAURINAE	Corto, presente o ausente anterior a los dientes premaxilares.	14 o más en dentario y maxilar.	Dos forámenes para la salida de los nervios X, XI y XII en la pared lateral.	No tiene canal para la arteria basilar.	Proceso suprastapedial distalmente expandido.	El borde dorsal es una fina lámina que se levanta anteriormente hasta la
PLIOPLATECARPINAE	Corto, presente o ausente anterior a los dientes premaxilares.	12 o más en dentario y maxilar.	Un sólo foramen para la salida de los nervios X, XI y XII en la pared lateral.	Presenta un canal para la arteria basilar.	Proceso suprastapedial largo, con lados paralelos y terminando abrupta-	Borde dorsal redondeado y longitudinalmente horizontal
TYLOSAURINAE	Presente y largo anterior a los dientes premaxilares.	12 o más en dentario y maxilar.	Un sólo foramen para la salida de los nervios X, XI y XII en la pared lateral.	No tiene canal para la arteria basilar.	Proceso suprastapedial moderadamente largo y distalmente acuminado	Borde dorsal redondeado y longitudinalmente horizontal

Tabla 2
Caracteres diagnósticos craneanos establecidos por Russell (1967), para la subdivisión de la familia Mosasauridae, en subfamilias.

Yaguarasaurus, ya que se encuentra en el interior del basicráneo. En lo referente al proceso suprastapedial del cuadrado, el ejemplar de Yaguará presenta características pertenecientes a las tres subfamilias. Por su escasa preservación el suprangular no es fácilmente determinable en *Yaguarasaurus*, por lo cual tampoco se puede utilizar como carácter diagnóstico.

La subfamilia de los Plioplatercarpinae ha sido a su vez subdividida por Russell (op. cit.) en las dos tribus: Plioplatecarpini y Prognathodontini, sobre la base del modo de la circulación en el basicráneo y por diferencias morfológicas en la mandíbula y los dientes.

En *Yaguarasaurus* no es posible observar el sistema de la circulación a través del basicráneo, pero los dientes estriados, de sección prácticamente circular, y la mandíbula poco robusta lo ubican dentro de la tribu Plioplatecarpini. Aunque el tamaño de los dientes con relación al cráneo no se establece como un carácter diagnóstico, éste es un rasgo que *Yaguarasaurus* comparte con todos los miembros de la tribu Plioplatecarpini y que lo separa al menos del género *Prognathodon* Dollo 1889 de la tribu Prognathodontini en donde los dientes son más grandes.

Por otra parte, los géneros que pertenecen a la tribu Prognathodontini presentan notables diferencias con *Yaguarasaurus*. En aquellos el cuadrado es muy macizo y de procesos fusionados; la superficie dorsal del parietal es rectangular; el escamoso posee una gran proyección hacia el parietal; el prefrontal y el postorbitofrontal se unen por debajo del frontal; y el prefrontal participa más ampliamente en el borde posterior de las narinas.

Hasta ahora se conocen tres géneros pertenecientes a la tribu Plioplatecarpini y son: *Platecarpus* Cope 1869, *Ectenosaurus* Russell 1967, *Plioplatecarpus* Dollo 1882. En esta parte de las comparaciones se tomará también en cuenta el género *Selmasaurus* Wright & Shannon 1988 recientemente establecido dentro de la subfamilia. Las proporciones entre el largo y el ancho del cráneo en *Yaguarasaurus* no coinciden con las de ninguno de estos géneros para los cuales se conozcan cráneos completos —se tiene en cuenta aquí que el espécimen de Yaguará es un ejemplar adulto—. En *Platecarpus* el cráneo es más corto y tiene la región parietal proporcionalmente más reducida, siendo el largo total del cráneo 3,5 veces la longitud de la región parietal (Tabla 3). En *Ectenosaurus* el cráneo es notablemente más alargado y su longitud total comprende 4,3 veces la longitud de la región parietal. A diferencia de estos dos géneros, *Yaguarasaurus* presenta un cráneo de largo intermedio y la región parietal tiene proporcionalmente una mayor extensión, estando contenida 3,0 veces en el largo total (Tabla 3). Lateralmente, en *Yaguarasaurus* el espacio entre el yugal y el cuadrado es mayor que el largo de la órbita, mientras en los demás géneros es igual o menor. En *Ectenosaurus* el hocico es notablemente más largo. Sin embargo, comparte con *Yaguarasaurus* las proporciones generales de la región parietal cuyo ancho y largo es aproximadamente igual y cuyas ventanas temporales son alargadas. Las relaciones con el alto de la región occipital, del cuadrado y del maxilar muestran que el cráneo de *Yaguarasaurus* es más comprimido que el de *Platecarpus* (Tabla 3).

Al analizar, tanto los caracteres diagnósticos que establece Russell, como otras características notorias en cada uno de los géneros con relación a *Yaguarasaurus*, se encuentra siempre un mayor número de diferencias que de similitudes.

El premaxilar en *Yaguarasaurus* se encuentra recortado por el borde anterior de las narinas, mientras que en *Platecarpus* y *Ectenosaurus* es triangularmente continuo. En este último existe un corto rostro anterior a los dientes premaxilares. En *Platecarpus* la barra internarial del premaxilar sobre-

RELACIONES	Platecarpus icterus	Platecarpus coryphaeus	Ectenosaurus clidastoides	Yaguarasaurus columbianus
Largo A / Ancho D	4,8	4,1	7,1	5,5
Largo B / Largo F	3,5	3,5	4,3	3,0
Largo A / Largo M	3,5	3,3	5,0	3,5
Ancho C / Largo F	1,4	1,7	1,0	1,0
Ancho C / Altura E	1,7	1,9(?)	....	1,6
Largo A / AlturaN	4,7	4,5	7,5	6,3

Tabla 3
Comparación de proporciones craneanas entre miembros de la tribu Plioplatecarpini obtenidas sobre figuras. Las letras de las relaciones corresponden a las usadas en la Tabla 1.

pasa el borde posterior de las narinas, mientras en *Yaguarasaurus* esto no ocurre.

Tanto *Platecarpus* como *Ectenosaurus* tienen las narinas externas posteriormente más angostas y muestran, en esta región, una mayor exposición dorsal del maxilar que la observada en *Yaguarasaurus.*

El prefrontal en *Platecarpus* y *Plioplatecarpus* forma una gran porción del borde posterior de las narinas, en *Ectenosaurus,* por el contrario, está ampliamente excluido y en *Yaguarasaurus* forma sólo una pequeña porción de dicho borde. En este último el prefrontal tiene una protuberancia sobre la órbita, rasgo que comparte sólo con los dos primeros.

El frontal en *Yaguarasaurus* y *Ectenosaurus* es muy similar; tiene la sutura con el parietal casi recta y es recortado sobre las órbitas. Sin embargo, por delante de las órbitas dorsalmente este hueso es más alargado en *Ectenosaurus,* además de que posee una cresta central que no posee el ejemplar de Yaguará. En *Platecarpus,* aunque el frontal también es recortado sobre las órbitas, la porción anterior es más corta que en *Yaguarasaurus;* posee cresta dorsal y la sutura con el parietal muestra una proyección central hacia adelante. En *Selmasaurus* no hay cresta dorsal y la sutura con el parietal es casi recta como en *Yaguarasaurus,* pero el hueso es muy corto y de forma totalmente triangular. En la diagnosis para *Plioplatecarpus* Russell menciona un contorno rectangular del frontal y una cresta dorsal medial (Russell, 1967, p. 159) que lo diferencia de *Yaguarasaurus.* Además, según Wright & Shannon (1988, p. 104) el frontal de *Plioplatecarpus* tiene lenguas proyectadas hacia el parietal. Por debajo del frontal, el prefrontal hace contacto con el postorbitofrontal en *Platecarpus* y *Selmasaurus,* mientras en *Plioplatecarpus,* como en *Yaguarasaurus,* están separados.

Un rasgo notorio del parietal en el ejemplar de Yaguará, que lo diferencia del resto de los mosasaurios, es la presencia, en vista dorsal, de proyecciones anterolaterales que separan, en gran parte, el frontal del proceso posteromedial del postorbitofrontal, de manera muy similar a como ocurre en los varánidos. Por lo demás el parietal en el ejemplar de Yaguará es distinto al de todos los géneros de la tribu. Posee más amplia la superficie para la

inserción muscular en las ramas posteriores. En *Ectenosaurus* el borde lateral de dichas ramas es curvado dando a las ventanas temporales una forma más bien ovalada en lugar de la triangular aguda presente en *Yaguarasaurus*. En los demás géneros faltan las proyecciones posteriores a los dos lados de la muesca central del borde occipital que se presentan en *Yaguarasaurus*. En *Platecarpus* y en *Plioglatecarpus* la superficie triangular anterior es reducida y se cierra donde convergen las ramas posteriores que a su vez son más angostas; centralmente el parietal es más comprimido; su borde occipital dibuja un ángulo más abierto; posteriormente no cubre al supraoccipital como sucede en *Yaguarasaurus*. En *Selmasaurus* no existe un campo dorsal triangular; centralmente es muy comprimido; las ramas posteriores son muy cortas y poseen posteriormente un canal para la articulación con el supratemporal (**Wright & Shannon**, 1988, pp. 104-105). El foramen parietal en *Yaguarasaurus* es más pequeño que en cualquiera de los cuatro géneros. Se encuentra centrado en el parietal como en *Ectenosaurus* y *Selmasaurus* mientras en *Platecarpus* y *Plioplatecarpus* está encerrado o bordeado por el frontal.

El cuadrado de *Yaguarasaurus* difiere de cada uno de los géneros de la tribu y de *Selmasaurus* por las siguientes características: en *Platecarpus* el cuerpo es más corto, el proceso suprastapedial es más largo, no hay una clara diferenciación del inicio del ala timpánica y el orificio stapedial no se encuentra en una cuenca como en *Yaguarasaurus;* en *Plioplatecarpus* el proceso suprastapedial es más desarrollado y volcado hasta más abajo del proceso infrastapedial, el meato, al menos en *Plioplatecarpus primaevus* Russell 1967 es más pequeño (**Russell**, 1967, Fig. 87), el orificio stapedial está ubicado en posición diferente con relación al meato y, según la diagnosis de **Russell**, es reniforme; en *Plioplatecarpus marshi* Dollo 1882 y *Plioplatecarpus houzeaui* Dollo 1889, además de estas características, el orificio stapedial se ve mucho más grande que en *Yaguarasaurus* (**Dollo**, 1904); en *Ectenosaurus* los procesos están fusionados y el orificio stapedial es rectangular (**Russell**, op. cit., p. 156); en *Selmasaurus* el proceso suprastapedial, aunque en su forma general es similar al de *Yaguarasaurus*, se diferencia en que hace contacto con el proceso infrastapedial y la cuenca para la inserción del músculo depresor de la mandíbula se orienta verticalmente; en este género el cuadrado presenta el proceso infrastapedial bien desarrollado como en *Yaguarasaurus* pero, al menos en la figura presentada por **Wright & Shannon** (op. cit., Fig. 3), no se observa una clara separación del inicio del ala timpánica.

En el proótico, *Yaguarasaurus* difiere de *Plioplatecarpus* en que en este último la salida para el nervio VII se abre directamente sobre la superficie lateral del hueso (**Deviller**, 1943, pl. 2, Fig. 1), mientras que en *Yaguarasaurus* se encuentra cubierta por una cresta bien desarrollada. Tanto en *Platecarpus* como en *Ectenosaurus* existe la cresta otosfenoidal, pero en el primero está poco desarrollada y puede cubrir también la salida del nervio IX, y en el segundo esta cresta no cubre la salida del nervio VII.

En cuanto a los elementos postcraneanos, *Yaguarasaurus* también muestra diferencias y similitudes con los demás géneros de la tribu y con *Selmasaurus*. La posición de la sinapófisis de las vértebras anterodorsales en *Plioplatecarpus* no se ubica anteriormente como en los demás géneros, sino en el centro del cuerpo de la vértebra. Además, en *Plioplatecarpus depressus* Cope 1869, la unión entre la sinapófisis y la prezigapófisis tiene un surco longitudinal no presente en los otros géneros (**Russel**, op. cit., pp. 159 y 161). Los zigantros y zigósfenos bien desarrollados, como en *Yuguarasaurus*, sólo se presentan en *Ectenosaurus*. En *Plioplatecarpus* no existen. La superficie articular para la hipoapófisis que en *Yaguarasaurus* sólo se ve en el axis y tiene forma circular posteroventralmente orientada, en los demás géneros se presenta, en las vértebras cervicales, en posición horizontal y en *Platecarpus* y *Ectenosaurus* es triangular. Sin embargo **Marsh** (1872, pp. 458-459), dice que en *Platecarpus icterus* Cope 1871 (*Lestosaurus latifrons* y *Lestosaurus felix*, en su trabajo) esta articulación, tanto en el axis como en las vértebras cervicales, es circular.

Las características anteriormente discutidas justifican la ubicación sistemática de los restos encontrados en Yaguará dentro de un nuevo género y especie de la tribu Plioplatecarpini.

Circunstancias del yacimiento paleontológico

La unidad en que se encontraron los restos del mosasaurio pertenece a la Fm. Villeta (Fig. 4) y corresponde a una intercalación de capas de espesor medio de lodolitas laminadas físiles, ligeramente calcáreas y fosfáticas que presentan restos vegetales y escamas de peces, con capas de espesor fino y medio de calizas, desde micríticas hasta limosas, algunas de ellas laminadas, fosfáticas, ricas en fósiles de amonitas y bivalvos pequeños y con grandes concreciones discoidales. Algunas láminas muestran bioturbación (pequeñas galerías). Estos depósitos se sedimentaron en un fondo marino de plataforma, por debajo del nivel de acción de las olas. La capa que contenía los restos fósiles corresponde a una caliza limosa laminada que, a nivel microscópico muestra alternancia de láminas continuas y planas de arcillas y foraminíferos planctónicos. Según los trabajos de **Kauffmann** (1981) sobre el "Posidonienschiefer" de Alemania y de **Savrda & Bottjer** (1989) sobre la Formación Niobrara de Colorado, la conservación de la laminación en las lodolitas, la escasa bioturbación en las calizas y la presencia discontinua de bivalvos indican que esta unidad se depositó bajo condiciones predominantes anóxicas con algunas variaciones en el nivel de oxígeno en relación con la interfase agua-sedimento. Las características de la roca que contenía los restos del mosasaurio sugiere un depósito por caída

vertical de partículas en suspensión en eventos episódicos, probablemente de quietud y estabilización de las condiciones de depósito.

El material extraído comprende el cráneo completo de un individuo con las mandíbulas algo erodadas, las tres primeras vértebras articuladas al cráneo y dos vértebras dorsales que, junto con fragmentos de costillas, se encontraron separadas, aunque muy cerca del cráneo y articuladas entre sí. La posición del cráneo y las vértebras sugiere que el cadáver del mosasaurio se sepultó boca arriba con la cabeza ligeramente inclinada hacia su costado derecho. El cráneo, a pesar de su alto grado de cinetismo, se conservó articulado, pero algunos de sus huesos mostraron leves desplazamientos. La mandíbula izquierda se encontró totalmente empotrada en el paladar y empujando, fuera de los alvéolos, algunos dientes maxilares (Fig. 3). Los dientes del maxilar derecho aún no adosados al hueso, están en una posición que indica que resbalaron dentro del alvéolo. El pterigoides izquierdo se vió recostado hacia el lado derecho, quedando en contacto con el basiesfenoides y el basioccipital, mientras que el pterigoides derecho se encontró separado de éstos. Los dos epipterigoides se hallaron desplazados de su posición vertical original y se encontraron sobre el lado derecho e interno del frontal y parietal. El cuadrado izquierdo, junto con la rama mandibular articulada, se encontró desplazado medialmente. Las placas escleróticas se hallaron acumuladas, unas sobre otras, sobre el techo de la órbita (Figs. 5 y 7). Todos estos desplazamientos sugieren que fueron producidos por el peso de los sedimentos (efecto de la atracción de la gravedad) o por acción de la compactación, sin intervención de perturbaciones externas.

Se encontraron abundantes amonitas pequeñas, muchas de ellas fragmentadas, localizadas en grupos alrededor e inmediatamente junto al hueso. En las partes más externas de estas agrupaciones fue frecuente encontrar fragmentos de amonitas más grandes. Aunque no había una orientación predominante en la posición de las amonitas, se apreciaba una tendencia a estar orientadas con el plano de simetría paralelo a los contornos del fósil. Este hecho sugiere la presencia de leves corrientes en el fondo de depósito que acumularon las amonitas contra obstáculos, en este caso los restos del monosaurio.

Algunas partes de la roca, en especial las partes internas de la cavidad craneana, presentaron manchas amarillas, fosfáticas, de forma irregular y más blandas que la roca. Alrededor de estas manchas, se observó endurecimiento de la roca. También se encontraron manchas de éstas asociadas a las vértebras. Dichas manchas pueden corresponder a vestigios cartilaginosos tal como sugiere **Camp**, (1942, p. 29) para el caso de otro mosasaurio. Las figuras 17 y 18 muestran texturas que aparecen en estas manchas amarillas que son comparables a las de cartílagos recientes (ver **Ham**, 1975, Fig. 14-6).

Conclusiones

El mosasaurio de Yaguará corresponde a un nuevo género y especie de la subfamilia Plioplatecarpinae y de la tribu Plioplatecarpini.

La escasa representación de mosasaurios en América del Sur da a este hallazgo una especial importancia, ya que se trata del primer cráneo encontrado en este continente, condición que ha permitido su clasificación a nivel genérico. Además, en virtud de la calidad del material exhumado y de la presencia de más restos encontrados en la misma región sin que fuesen buscados, se debe destacar la riqueza potencial del yacimiento.

En *Yaguarasaurus columbianus* gen. et sp. nov. la forma de los dientes y el rompimiento oblicuo y pulimento que muestra al menos uno de ellos sugieren, por analogía, que la dieta de este ejemplar abarcó desde invertebrados hasta vertebrados de su mismo tamaño.

De acuerdo con los datos cronológicos que presenta **Russell** (1967, pp. 232-237) para los mosasaurios, y teniendo en cuenta la edad del grupo Selma (Campaniano temprano-Maastrichtiano tardío), en el cual fue encontrado *Selmasaurus russelli* Wright y Shannon 1988 (**Wright & Shannon,** 1988), la distribución cronológica de los miembros de la tribu Plioplatecarpini abarca del Coniaciano tardío al Maastrichtiano tardío. A nivel de la subfamilia Plioplatecarpinae, la distribución cronológica es la misma. La edad Turoniano tardío indicada por las amonitas encontradas junto a los restos de *Yaguarasaurus columbianus* gen. et. sp. nov. (**Etayo-Serna**, com. verb.), amplían la distribución cronológica de la tribu y la subfamilia, siendo el mosasaurio de Yaguará el plioplatecarpino más antiguo conocido hasta ahora.

Este especimen tiene importancia a nivel filogenético para el grupo de los mosasaurios por poseer rasgos craneanos que lo relacionan con los aigialosaurios y por tratarse de uno de los pocos ejemplares de edad turoniana encontrados hasta ahora. Sin embargo, a este respecto es indispensable el estudio del esqueleto postcraneano, por lo cual es de particular importancia continuar con la extracción de los restos de este miembro de los mosasaurios, que se conservan aún en el afloramiento.

En los pocos trabajos que se han publicado acerca de los reptiles marinos del Cretácico de Colombia se mencionan: ictiosaurios (**Hernández & de Porta,** 1963), tortugas (**de la Fuente & Goñi,** 1983), cocodrilos (**Langston,** 1965) y, entre los plesiosaurios: kronosaurios (**Acosta, Huertas & Ruiz,** 1979) y elasmosaurios (**Welles,** 1962; **Goñi & Gasparini,** 1983). El hallazgo del primer mosasaurio en Colombia amplía así el elenco de reptiles marinos que

habitaron en los mares colombianos durante el Cretácico.

La condición articulada del cráneo y las vértebras es un reflejo de las condiciones tranquilas y anóxicas del fondo de depósito sugeridas por las características litológicas y contenido fósil de la roca.

Es importante continuar con la búsqueda de otros reptiles marinos y con la preparación y estudio del abundante material depositado en museos nacionales, municipales y colecciones privadas, con el fin no sólo de descubrir la historia de cada grupo, sino de situarlos en un contexto paleobiogeográfico en el cual los mares cretácicos colombianos, por su posición, jugaron un papel importante en la distribución de la fauna del mar de Tetis y circumpacífica.

Agradecimientos

Quiero expresar mis sentimientos de gratitud al doctor **Fernando Etayo-Serna** y a la doctora **Zulma B. de Gasparini** por su dirección en esta investigación. Agradezco también a la División de Paleontología de Vertebrados del Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Argentina, por la colaboración que me brindó, y al Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas", COLCIENCIAS por haber hecho posible mi traslado a La Plata.

Bibliografía

Acosta, C., Huertas G. & Ruiz P. 1979. "Noticia preliminar sobre el hallazgo de un presunto *Kronosaurus* (Reptilia: Dolichrohynchopidae) en el Aptiano Superior de Villa de Leiva, Colombia". Lozania, **28**: 1-7.

Ameghino, F. 1918. "Nouvelles découvertes paléontologiques dans la Patagonie australe" en Ameghino, F., Obras completas. Buenos Aires. **10**: 530-533.

Beltrán, N. & Gallo, J. 1968. "The geology of the Neiva Sub-Basin Upper Magdalena Basin, southern portion". Ninth Annual Field Conference. May 31-June **1**: 253-275.

Bonaparte, J.F. 1978. "El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos". Opera Lilloana, Ministerio de Cultura y Educación. Fundación Miguel Lillo. Argentina. 26.

Camp, Ch. 1942. "California mosasaurs". Memoirs of the University of California, **13**: 1-68.

Carroll, R.L. & Debraga, M. 1992. "Aigialosaurs: Mid-Cretaceous varanoid lizards". Journal of Vertebrate Paleontology. March. 12 (1): 66-86.

De la Fuente, M. & Goñi, R. 1983. "Primeras tortugas cretácicas marinas de Colombia". Geología Norandina. **7**: 43-48.

Devillers, Ch. 1943. "Nerfs craniens et circulation céphalique de *Plioplatecarpus Marshi*". Annales de Paleontologie, **30**: 47-59.

Dollo, L. 1904. "Les mosasauriens de la Belgique". Bulletin de la Societé Belge de Géologie, Memoires, **18**: 207-216.

Edmund, A.G. 1960. "Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates". Life Sciences Division, Royal Ontarium Museum, Contributions. **52**: 60-109.

Goñi, R. & Gasparini, Z. 1983. "Nuevos restos de *Alzadasaurus colombiensis* (Reptilia, Plesiosauria) del cretácico temprano de Colombia". Geología Norandina. **7**: 49-55.

Goodrich, E.S. 1958. Studies on the structure and development of vertebrate. New York. Dover Publication, Inc. V. 2, Cap. **VI**: 230-396.

Ham, A.W. 1975. Tratado de histología. Séptima edición. Nueva Editorial Interamericana. S.A. México: 343-417.

Hernández, J. & de Porta, J. 1963. "El primer ictiosaurio del Cretácico de Colombia". Boletín de Geología, Universidad Industrial de Santander **12**: 77-82.

Kauffmann, E. 1981. "Ecological reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the stagnant basin model". En Gray, J. Boucot, A.J. y Berry, W.B.N. (Editores), Communities of the Past. Hutchinson and Ross, Struoudsbourg, Penn: 311-381.

Langston, Wann, J.R. 1965. "Fossil crocodilians from Colombia and the cenozoic history of the crocodilia in South America". University of California Publications in Gelogical Sciences, **52**: 1-169.

Marsh, O. Ch. 1872. "On the structure of the skull and limbs in mosasauroid reptiles, with descriptions of new genera and species". American Journal of Sciences. Tercera serie. **3** (18): 448-464.

Massare, J.A. 1987. "Tooth morphology and prey preference of mesozoic marine reptiles". Journal of Vertebrate Paleontology. June.7 (2): 121-137.

Pierce, G.R. & Welles, S. P. 1959. "First record of mosasaur from the Cretaceous of Santa Bárbara de Barinas, Venezuela". Journal of Paleontology, **33** (5): 966-967.

Piveteau, J. 1955. Traité de Paléontologie. Massonet Cie. Editeurs, Paris: 629-637.

Price, LL.I. 1957. "A presence de Globidens no Cretácio superior do Brasil". Divisão de Geologia e Mineralogía Boletim Rio de Janeiro. **69**: 1-24.

Russell, D.A. 1967. "Systematic and morphology of American mosasaurs". Peabody Museum of Natural History Yale University Bulletin, New Haven. **23** : 1-237.

Savrda, C.E. & Bottjer, D.J. 1989. "Trace-fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: application to Upper Cretaceous Niobrara Formation, Colorado". Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **74**: 49-74.

Welles, S.P. 1962. "A new species of elasmosaurs from the Aptian of Colombia and a review of the cretaceous plesiosaurs". University of California Publications in Geological Sciences, **44** (1): 1-96.

——— **& Gregg, D.R.** 1971 "Late cretaceous marine reptiles of New Zeland" Records of the Canterbury Museum. New Zeland. **9** (1): 48-106.

Wright, K.R. & Shannon, S.W. 1988. "*Selmasaurus russelli*, a new plioplatecarpine mosasaur (Squamata, Mosasauridae) from Alabama". Journal of Vertebrate Paleontology. March. **8** (1): 102-107.

Abreviaturas generales para las figuras

a: angular; **ar**: articular; **at**: atlas; **ax**: axis; **bo**: basioccipital; **bs**: basiesfenoides; **c**: coronoides; **d**: dentario; **ec**: ectopterigoides; **ep**: epipterigoides; **exoc**: exoccipital; **f**: frontal; **j**: yugal; **l**: lagrimal; **mx**: maxilar; **n**: nasal; **op**: opistótico; **p**: parietal; **pl**: palatino; **pmx**: premaxilar; **pof**: postorbitofrontal; **pr**: proótico; **prf**: prefrontal; **ps**: parasfenoides; **pt**: pterigoides; **q**: cuadrado; **sa**: suprangular; **smx**: septomaxilar; **sp**: esplenial; **soc**: supraoccipital; **sq**: escamoso; **st**: supratemporal; **v**: vómer.

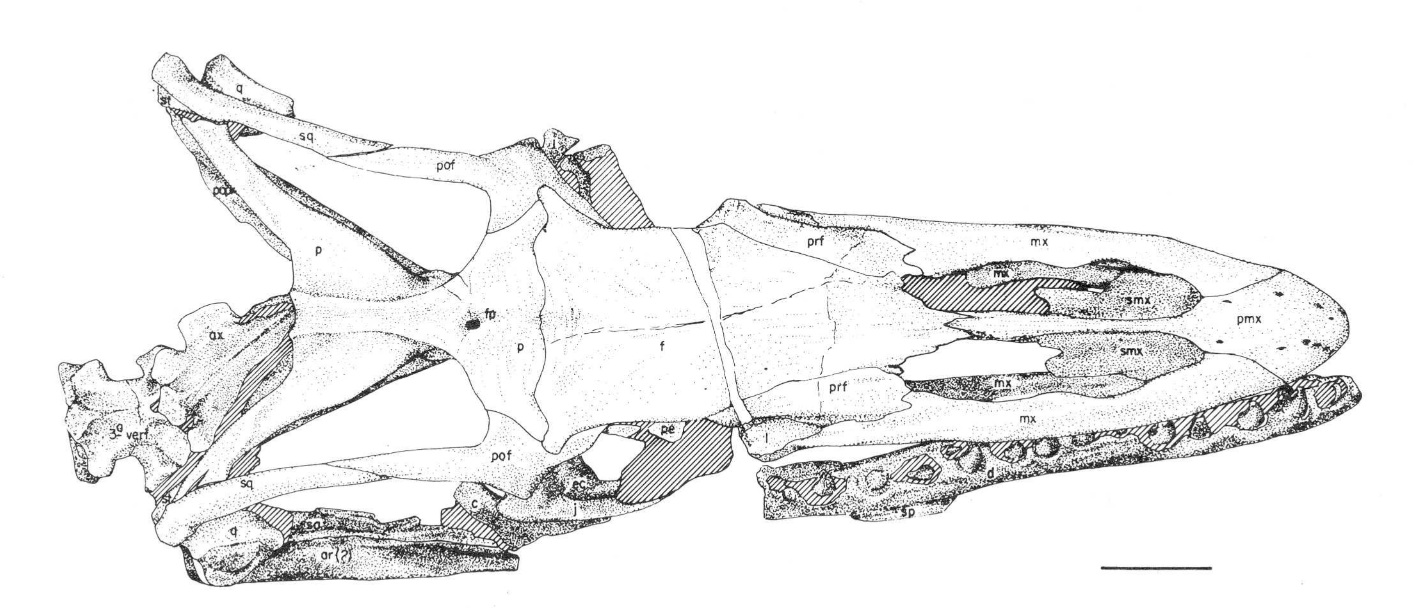


Figura 5. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et. sp., BRV. 68. Cráneo. Vistal dorsal. La barra equivale a 5 cm. Abreviaturas: fp, foramen pineal, pe, placas escleróticas.

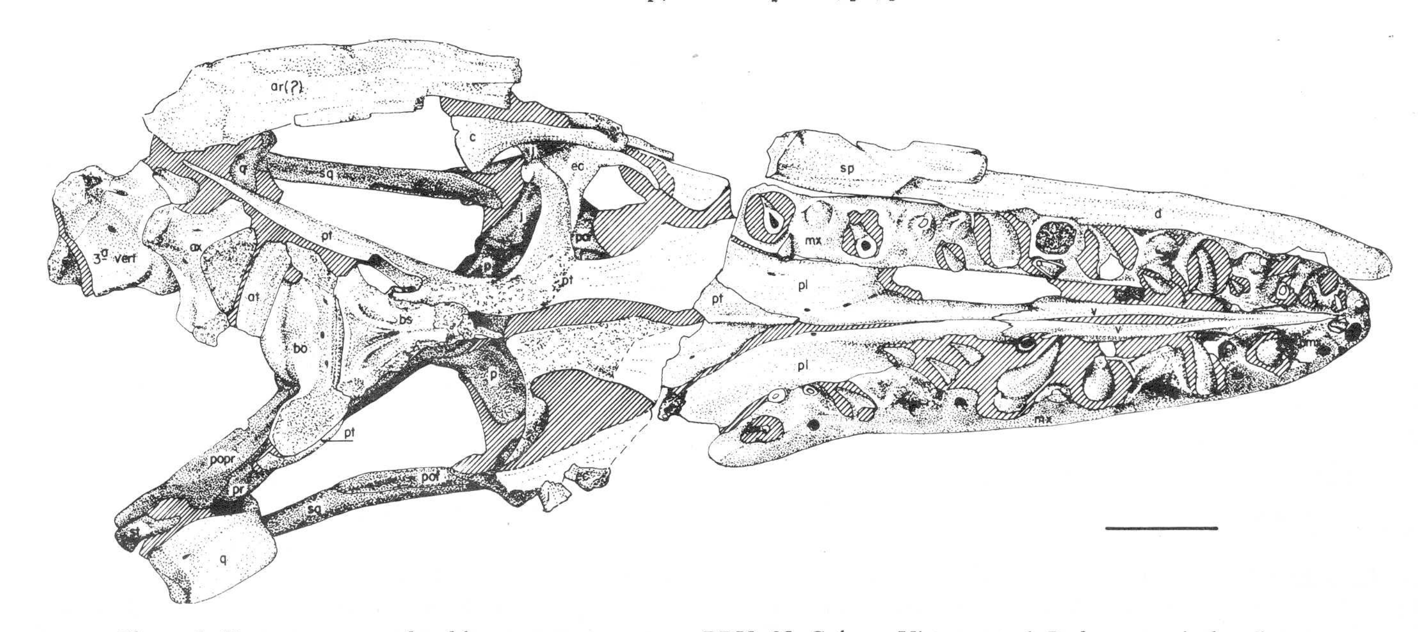


Figura 6. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV. 68. Cráneo. Vista ventral. La barra equivale a 5 cm.

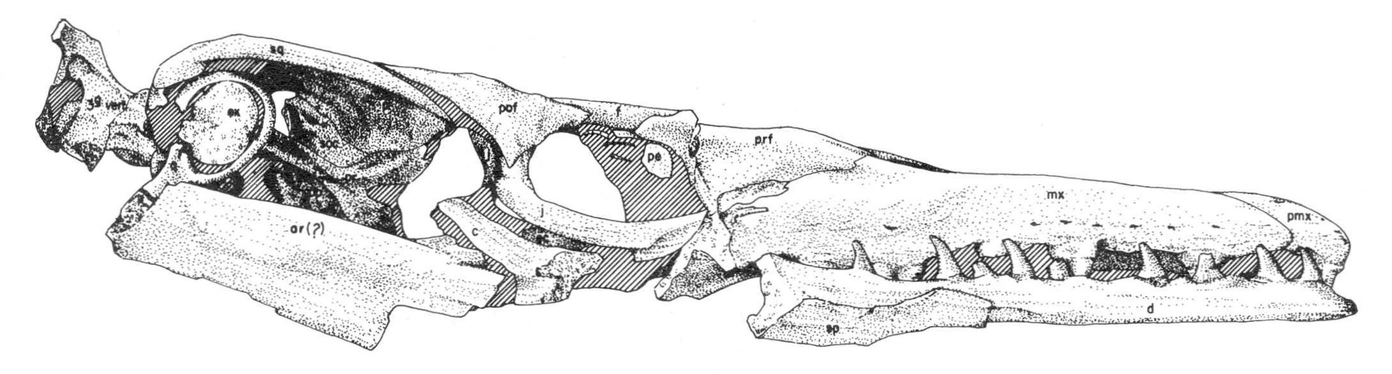


Figura 7. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV. 68. Cráneo. Vista lateral derecha. La barra equivale a 5 cm. Abreviaturas: ex, extracolumela; pe, placas escleróticas.

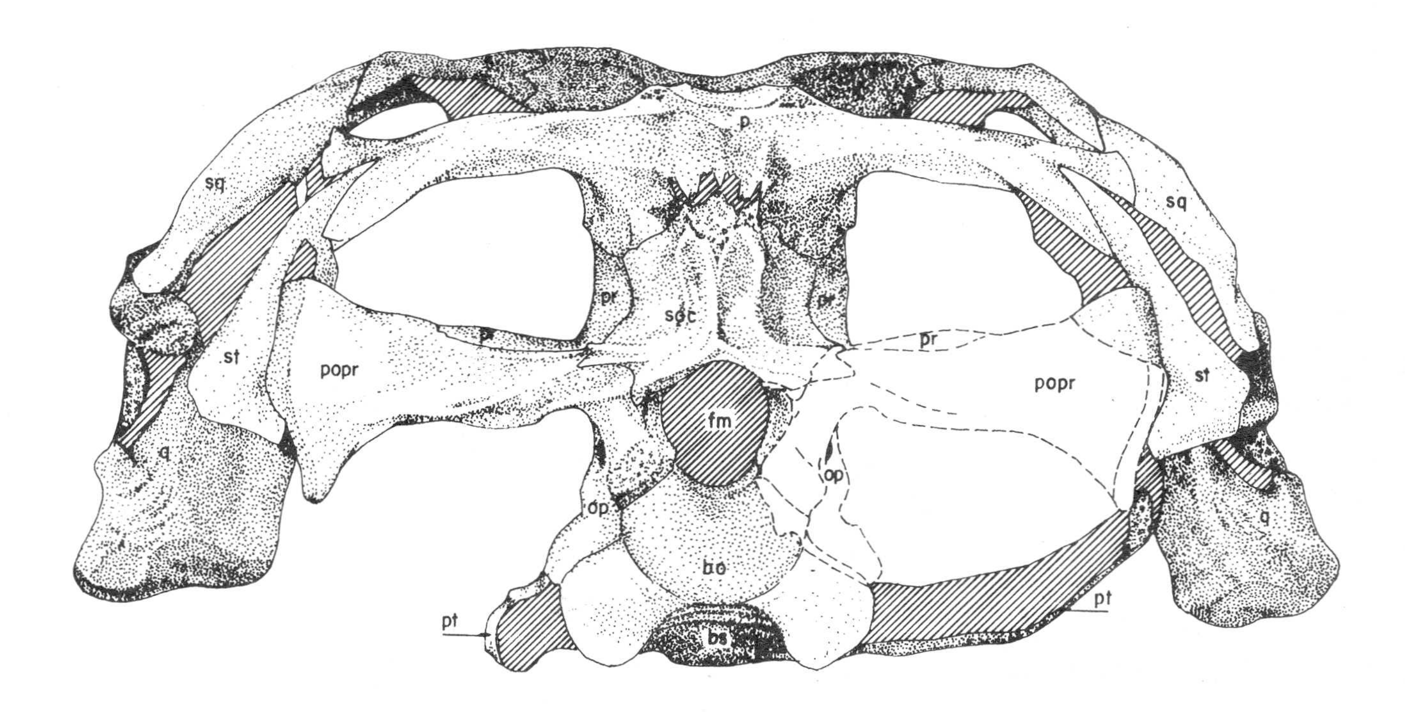


Figura 8. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV 68. Cráneo. Vista occipital. La barra equivale a 2 cm. Abreviaturas: fm, foramen magno.

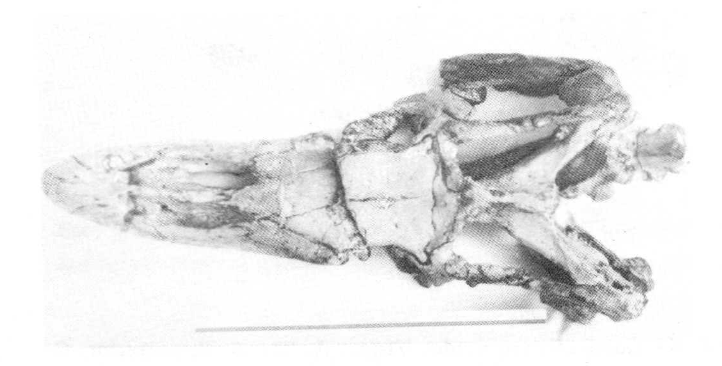


Figura 9. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV. 68. Cráneo. Vista dorsal. La barra equivale a 32,5 cm.

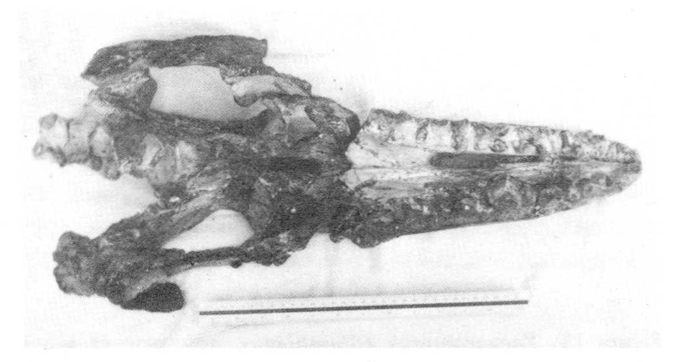


Figura 10. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV. 68. Cráneo. Vista ventral. La barra equivale a 32,5 cm.

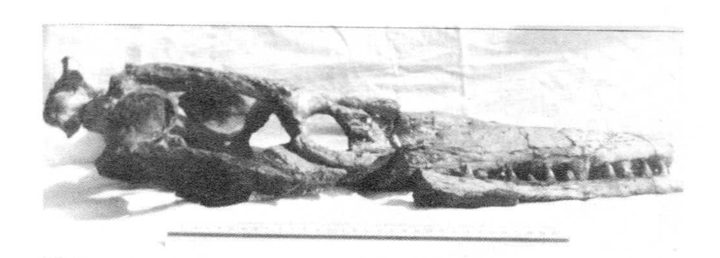


Figura 11. *Yaguarasaurus columbianus.* **nov. gen. et. et sp.,** BRV. 68. Cráneo. Vista lateral derecha. La barra equivale a 32,5 cm.

Figura 12. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. .et. sp., BRIV. 68. Maxilar derecho. A: vista lateral, Esc.: 1 cm. B: corte transversal a la altura del 4o. alvéolo.

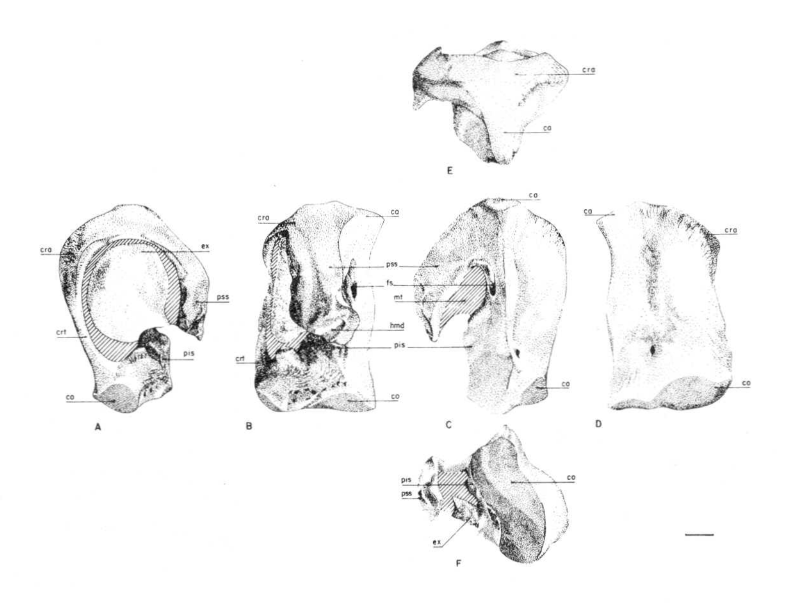


Figura 13. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV. 68 Cuadrado izquierdo. Vistas: A, lateral; B, posterior; C, medial; D, anterior; E, dorsal; F, ventral. Esc: 1 cm. Abreviaturas: ca, cabeza; co, cóndilo; cra, cresta alar; crt, cresta timpánica; ex, extracolumela; fs, foramen estapedial; hmd, hendidura para el músculo depresor de la mandíbula; mf, meato; pis, proceso infrastapedial; pss, proceso suprastapedial.

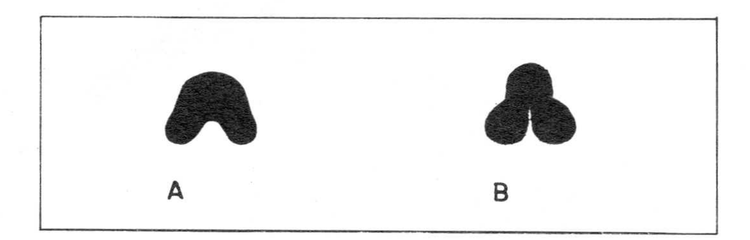


Figura 14. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et. sp., BRV. 68. Corte transversal del canal neural. A, vértebra dorsal anterior. B, vértebra cervical. Esc: 1 cm.

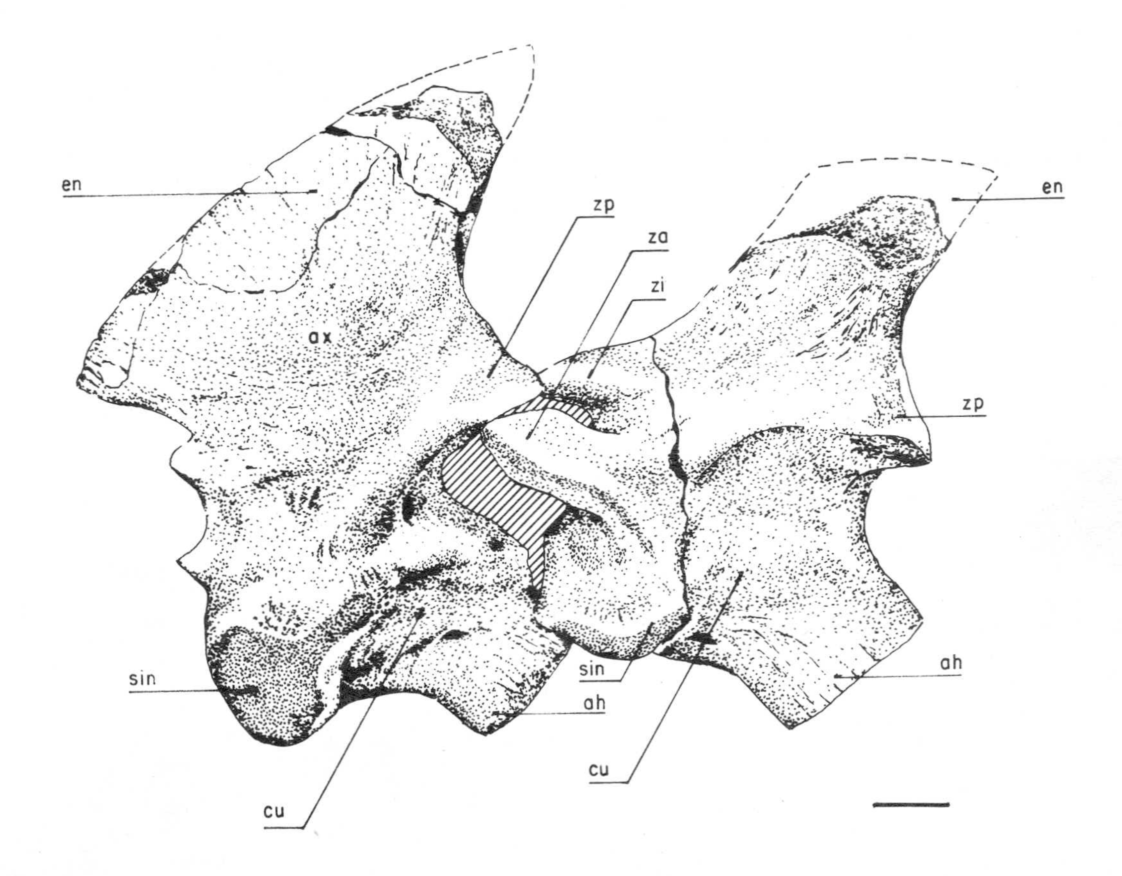
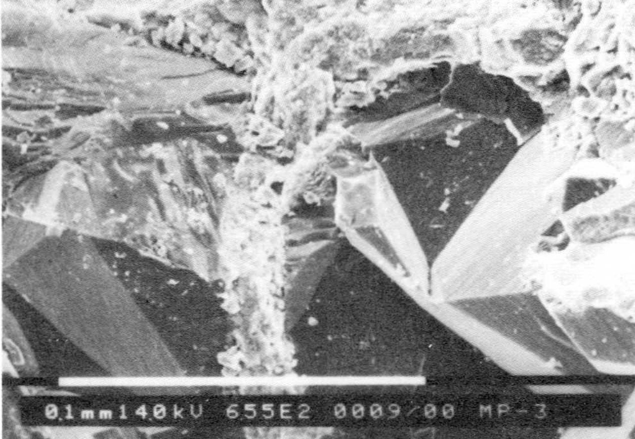


Figura 15. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et sp., BRV. 68. Axis y Tercera Vértebra cervical. Vista lateral izquierda. Esc: 1 cm. Abreviaturas: ah, articulación para la hipoapófisis; cn, canal neural; cu, cuerpo vertebral; en, espina neural; sin, apófisis transversa o sinapófisis; za, zigapófisis anterior o prezigapófisis; zi, zigósfeno zp, zigapófisis posterior o postzigapófisis.

Figura 16. *Yaguarasaurus columbianus.* nov. gen. et. sp., BRV. 68. Vértebras dorsales anteriores. Vista lateral derecha. Esc: 1 cm. Abreviaturas: en la Fig. 15.





Figuras 17 y 18. Microfotografías que muestran las texturas de las manchas amarillas que se hallaron asociadas a los restos fósiles del mosasaurio.